ECOLOGIA Y ESTRATEGIA DE UNA POBLACION DE *BELOSTOMA OXYURUM* (DUFOUR) (HEMIPTERA, BELOSTOMATIDAE) [1]

Eduardo A. DOMIZI [2], Ana L. ESTEVEZ [3],
Juan A. SCHNACK [3] y Gustavo R. SPINELLI [4]

SUMMARY: Ecology and strategy of a *Belostoma Oxyurum* (Dufour) population (Hemiptera, Belostomatidae)

This paper constitutes the first intent to elucidate annual cycle events in a *B. oxyurum* field population, as well as its adults density changes through the year in Los Talas Pond (Province of Buenos Aires, Argentina).

The main events recorded were: maturity, oviposition, incubation, hatching, nymphal instars and adult stage, giving the extension of each along the year as they can be watched on the natural environment.

Density was estimated every month by using the triple capture method (Bailey, 1951) and a marginal section of the pond was chosen to carry out this purpose. The marking technique selected consisted on a synthetical paint applied externally on the pronotum.

Furthermore, some considerations are given on the causes that determine the permanence and dominance of *B. oxyurum* comparing them with the ones that condition the discontinuous occurrence of other congeneric and sympatric species.

The interpretation of the obtained results, specially those referred to the extension of the different annual cycle instars and stages, as well as the almost unability to fly observed in this population place it as a strategist of great aptitude for biological competition, in its condition of a permanent limnotope inhabitant.

INTRODUCCION

Entre los Cryptocerata (Hemiptera) cuya distribución incluye ambientes acuáticos diversos de la provincia de Buenos Aires, *Belostoma oxyurum* (Dufour), es una de las especies de mayor constancia y abundancia relativa. Esta característica ha sido particularmente observada en varios limnótopos lénticos de la localidad de Los Talas (Partido de Berisso). Uno de ellos, la

1 Contribución Científica Nº 129, del Instituto de Limnología (ILPLA)
2 Carrera del Técnico, del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)
3 Carrera del Investigador (CONICET)
4 Becario de la Bolsa de Comercio de Buenos Aires.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325–108X	v.5	n.10	pág. 157–168	setiembre 1978

laguna Los Talas, fue seleccionado para iniciar un estudio poblacional de este taxón, sobre el que damos a conocer los primeros resultados, referidos a los principales eventos del ciclo anual y a las variaciones estacionales en la densidad de los adultos.

El ambiente estudiado se encuentra en las adyacencias de la Ruta Provincial Nº 15, entre ésta y las áreas relictuales del cordón selvático litoral. Se trata de un cuerpo de agua de origen artificial y reciente, que surge como tal, debido a las excavaciones realizadas por el hombre con el objeto de explotar la conchilla. El aporte hídrico es de origen freático y pluvial, como así también del desborde discontínuo de un arroyo contiguo, afluente del Estuario del Plata. La cuenca cubre un área de alrededor de 30.000 m2 con costas ligeramente barrancosas, de contorno irregular, encontrándose casi enteramente cubierta de vegetación, con dominancia en cobertura de *Spirodella intermedia* W. Koch (Lemnaceae) y *Pontederia* sp. (Pontederiaceae). Esta última constituye aparentemente el sustrato más apropiado para las poblaciones de Belostomatidae allí presentes. De éstas, *B. oxyurum* es la única especie de ocurrencia abundante y permanente, siendo las otras especies congénericas identificadas: *B. dentatum* (Mayr), *B. elegans* (Mayr), *B. micantulum* (Stal) y *B. elongatum* Montandon. La presencia de *Lethocerus annulipes* (Herrich—Schaffer), miembro de esta familia, ha sido registrada sólo ocasionalmente.

Los autores agradecen el estímulo y las sugerencias recibidas durante el transcurso de esta investigación, del Dr. Robert L. Smith, Assistant Professor en el Departamento de Entomología de la Universidad del Estado de Arizona, Estados Unidos. Se destaca asimismo la valiosa y desinteresada colaboración de la Dra. Estela C. Lopretto, en el ordenamiento del manuscrito y de los señores Marcelo Nordahl y Juan C. Suarez, en las tareas de laboratorio y de campo.

MATERIAL Y METODOS

La realización de colectas masivas, con intervalos semanales, a partir del 30—9—77 hasta el 16—11—78, permitió registrar en cada ocasión los siguientes eventos del ciclo anual: maduración, apareamiento, oviposición, incubación, eclosión y presencia de cada uno de los estadios ninfales y del estado adulto, consignándose la duración de cada uno para el período estudiado.

Los datos obtenidos corresponden a controles y observaciones realizados en el campo y en condiciones de laboratorio, aunque todos ellos se refieren a las diferentes alternativas del ciclo poblacional, tal como ocurren en el medio natural. Las tareas de laboratorio, como fueron las disecciones de hembras adultas, el control de posturas en los machos incubantes y la identificación y recuento de los distintos estadios ninfales representados, se efectuaron sobre material obtenido a partir de la población natural inmediatamente después de su recolección.

Con el objeto de no alterar las características del área seleccionada para las estimaciones de densidad de la población de adultos, éstas fueron realizadas en un sector independiente con respecto a aquel que fuera seleccionado para el estudio del ciclo anual. El cálculo de la densidad se efectuó mediante el empleo de procedimientos de marcado y la aplicación del método de triple captura de Bailey (1951), que responde a la siguiente expresión:

$$P_2 = \frac{a_2 \cdot n_2 \cdot r_{31}}{r_{21} \cdot r_{32}}$$

donde P_2 = estimación de la población total correspondiente al día 2; a_2 = número total de individuos capturados, marcados y liberados el día 2; n_2 = número total de individuos capturados el día 2; r_{21} = número total de individuos capturados el día 2, con marcas del día 1; r_{31} = número total de individuos capturados el día 3, con marcas del día 1 y r_{32} = número total de individuos capturados el día 3, con marcas del día 2.

La varianza de esta estimación se obtiene de la siguiente manera:

$$\text{var. } P_2 = P_2^2 \, (1/r_{21} + 1/r_{32} + 1/r_{31} - 1/n_2)$$

Los datos de una secuencia de tres ocasiones consecutivas fueron tabulados gráficamente en un triángulo de triple captura, a la manera de un diagrama de Trellis (fig. 1).

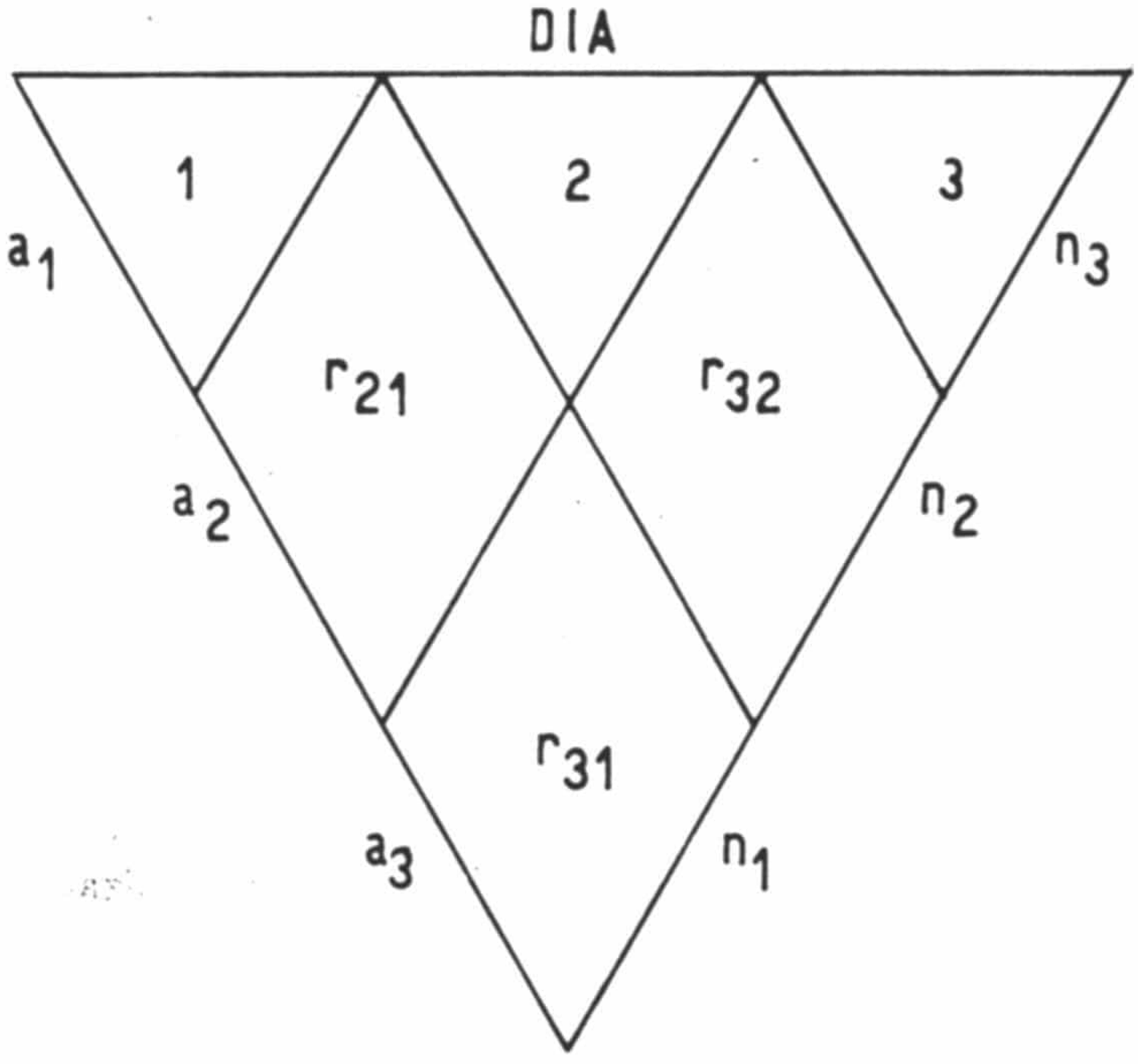

Fig. 1. Triángulo de triple captura.

El agente de marcado adoptado para este trabajo consistió en un esmalte alkydico, aplicado externamente en el pronoto, mediante un alfiler entomológico nº 1, correspondiendo los días 1 y 2, respectivamente, a los sectores izquierdo y derecho de este segmento (fig. 2). Los machos con desove fueron marcados en la zona media del pronoto, independientemente del patrón habitual utilizado, a efectos de diferenciarlos de aquellos desprovistos de desove e inferir de esta manera algunos rasgos de su comportamiento sexual.

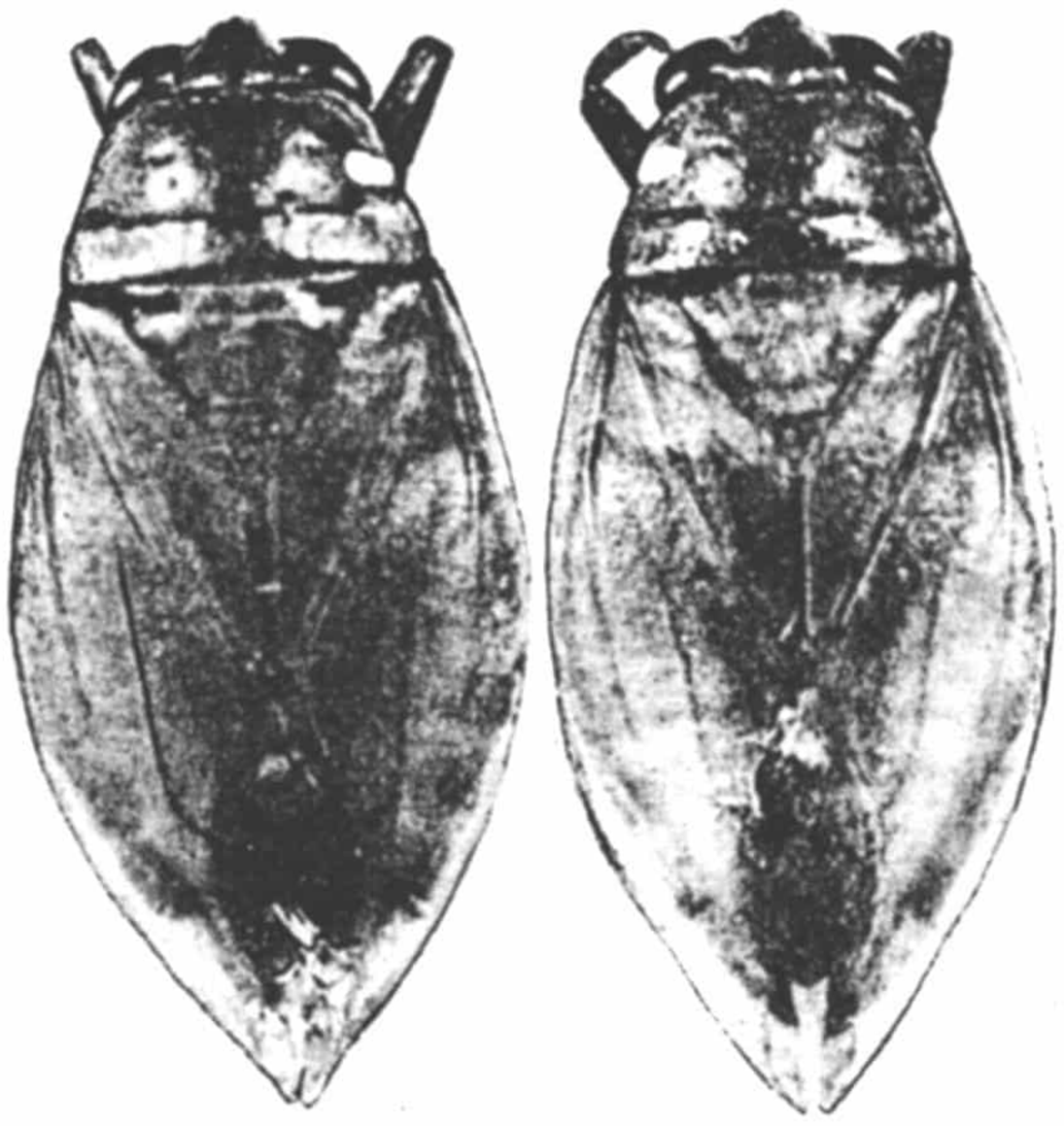

Fig. 2: Esquema de marcado adoptado en adultos de **Belostoma oxyurum** (Dufour); la marca de los márgenes izquierdo y derecho del pronoto corresponden respectivamente a los días 1 y 2.

Las secuencias de triple captura se realizaron desde agosto de 1977 hasta julio de 1978, ocupando las mismas, tres días consecutivos en cada mes, comenzando esta tarea a las 13 hs. y finalizando a las 14 hs. Las capturas fueron efectuadas en todas las ocasiones por tres de los autores, alternándose entre ellos el tercio del área total estimada que le correspondió en cada una de las tres secuencias (de esta manera se uniformiza el esfuerzo y la azarosidad en las recapturas). El ámbito en que se desarrollaron estos procedimientos correspondió a un sector marginal de la laguna, enteramente cubierto de *S. intermedia* y parcialmente ocupado por *Pontederia* sp., el que abarca un área de 75 m2. Para evitar interpretaciones erróneas y analizar cualitativamente dispersión y longevidad, fue utilizado en cada mes un color de marca diferente.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos contemplan dos aspectos de la población de *B. oxyurum,* cuyo análisis es hasta el momento independiente, aunque la cuantificación de algunos datos que se encuentran aún en estudio, permitirá más adelante su integración en un enfoque más amplio sobre el particular. Nos referiremos en consecuencia por separado al ciclo anual y a las estimaciones de densidad de la población de adultos.

Ciclo Anual

La disección de hembras adultas permitió controlar su estado gonadal, analizándose la presencia y número de óvulos maduros en ellas. Durante todo el año calendario fue posible observar hembras "grávidas", aunque porcentajes elevados de las mismas (90 — 100 o/o) solo pudieron registrarse desde el 20 de agosto hasta el 9 de noviembre. Fuera de este período y con excepción del breve lapso comprendido entre los últimos días de enero y el primer tercio de febrero, menos del 50 o/o de las hembras eran portadoras de óvulos maduros, correspondiendo los valores más bajos a los meses de marzo, abril y mayo.

Las oviposiciones, que ocurren simultáneamente con el apareamiento, tuvieron lugar durante alrededor de nueve de los meses del año, no habiéndose comprobado esta actividad entre el 20 de abril y el 13 de julio, la que comenzó a detectarse en las proximidades de esta última fecha. Porcentajes elevados de machos incubantes, con desove sobre su dorso (70 — 100 o/o) fueron observados entre el 10 de agosto y el 10 de noviembre; a partir de la última fecha citada se aprecia una disminución en la proporción de machos con postura. Este hecho no es atribuible a una merma en la fecundidad de los adultos que han comenzado a aparearse en julio, sino al ingreso masivo de los nuevos adultos resultantes de estas cópulas.

Algo más de dos meses después de las primeras oviposiciones se hizo evidente en el campo la presencia de ninfas del primer estadio, las que fueron detectadas por primera vez el 21 de setiembre (se han observado eclosiones en el laboratorio el 23 de agosto, a partir de un macho con postura colectado unos diez días antes en el ambiente estudiado). Este estadio ninfal estuvo representado en la población natural, desde la fecha indicada hasta el 6 de abril (duración aproximada: 190 ± 7 días). El segundo estadio comenzó su emergencia el 28 de setiembre, extendiéndose hasta el 20 de abril (duración aproximada: 204 ± 7 días). El 5 de octubre se observó la primer ocurrencia de especímenes del tercer estadio, los que fueron visualizados por última vez el 4 de mayo (duración aproximada: 215 ± 7 días). Desde el 13 de octubre hasta el 6 de julio fue posible encontrar individuos del cuarto estadio (duración aproximada 268 ± 7 días). El quinto estadio se encuentra representado durante todo el año aunque la emergencia de éstos, a partir de los primeros desoves, fue comprobada el 19 de octubre, fecha ésta en que se aprecia un aumento

considerable de esta clase de edad, a la vez que la escasa esclerotización manifiesta en gran proporción de ellos, indica la proximidad de una muda anterior.

El estado adulto está presente asimismo durante todo el ciclo poblacional, siendo la clase de edad más ostensiblemente dominante desde que cesa la oviposición, en el mes de abril hasta setiembre, época en que se producen las primeras eclosiones masivas de las ninfas del primer estadio.

La totalidad de las alternativas relatadas para el ciclo anual ocurrieron simultáneamente entre el 14 de octubre y el 4 de abril (fig. 3).

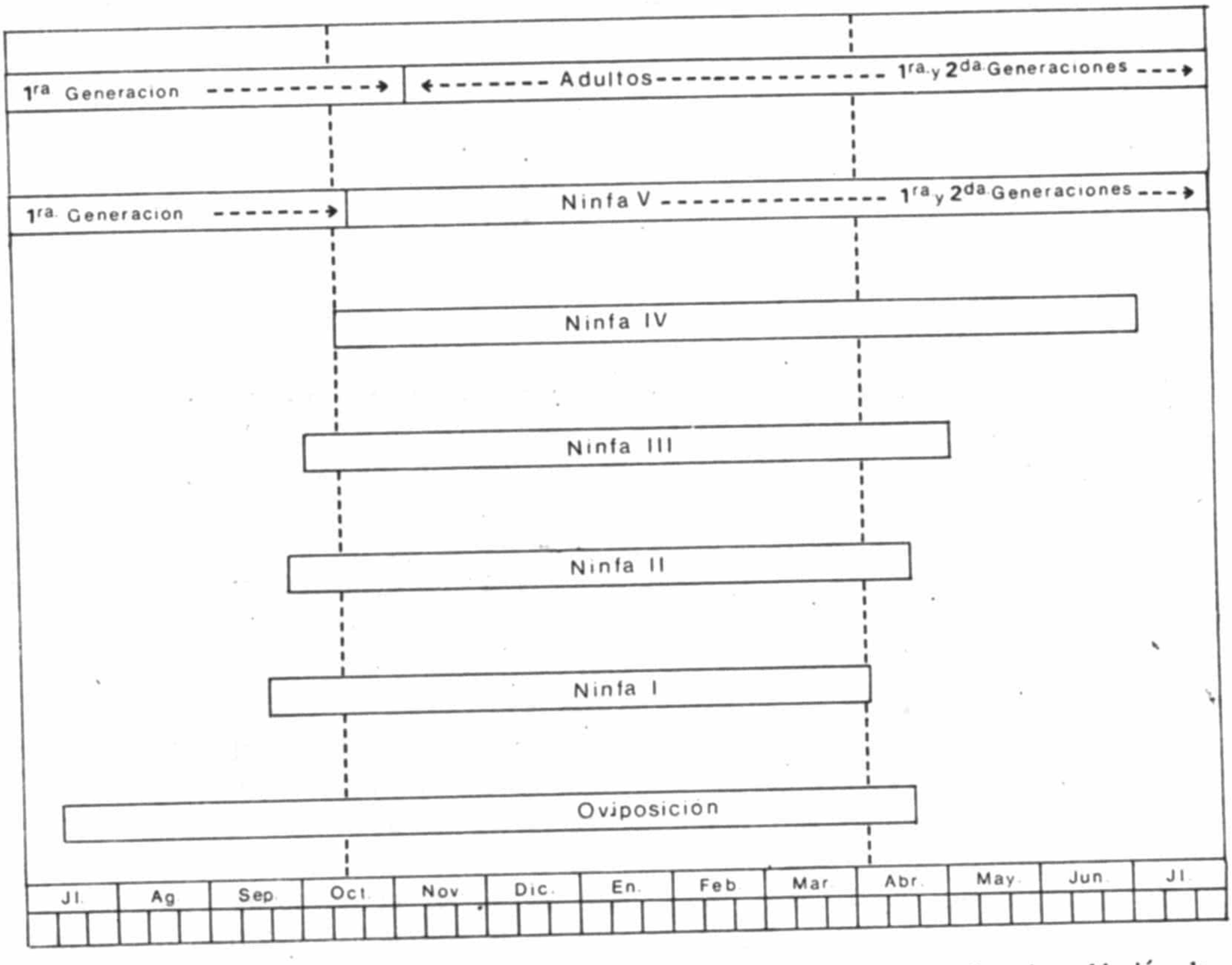

Fig. 3: Extensión temporal de los distintos estados y estadios del ciclo anual en la población de **Belostoma oxyurum** (Dufour). Las subdivisiones de cada mes representan intervalos de diez días.

Densidad

Las estimaciones de densidad correspondientes a la población de adultos muestran algunas variaciones aparentemente significativas a lo largo del año (fig. 4), las que estarían correlacionadas con cambios en densidad y cobertura del sustrato vegetal. Se aprecia de todas maneras, la permanencia de los mismos adultos en el sector limitado a las capturas, durante períodos relativamente prolongados, tal como indican los registros frecuentes de

recapturas de individuos marcados algunos meses antes de cada ocasión considerada (por ejemplo, en el mes de mayo fue recapturado un número considerable de individuos marcados en enero, febrero, marzo y abril).

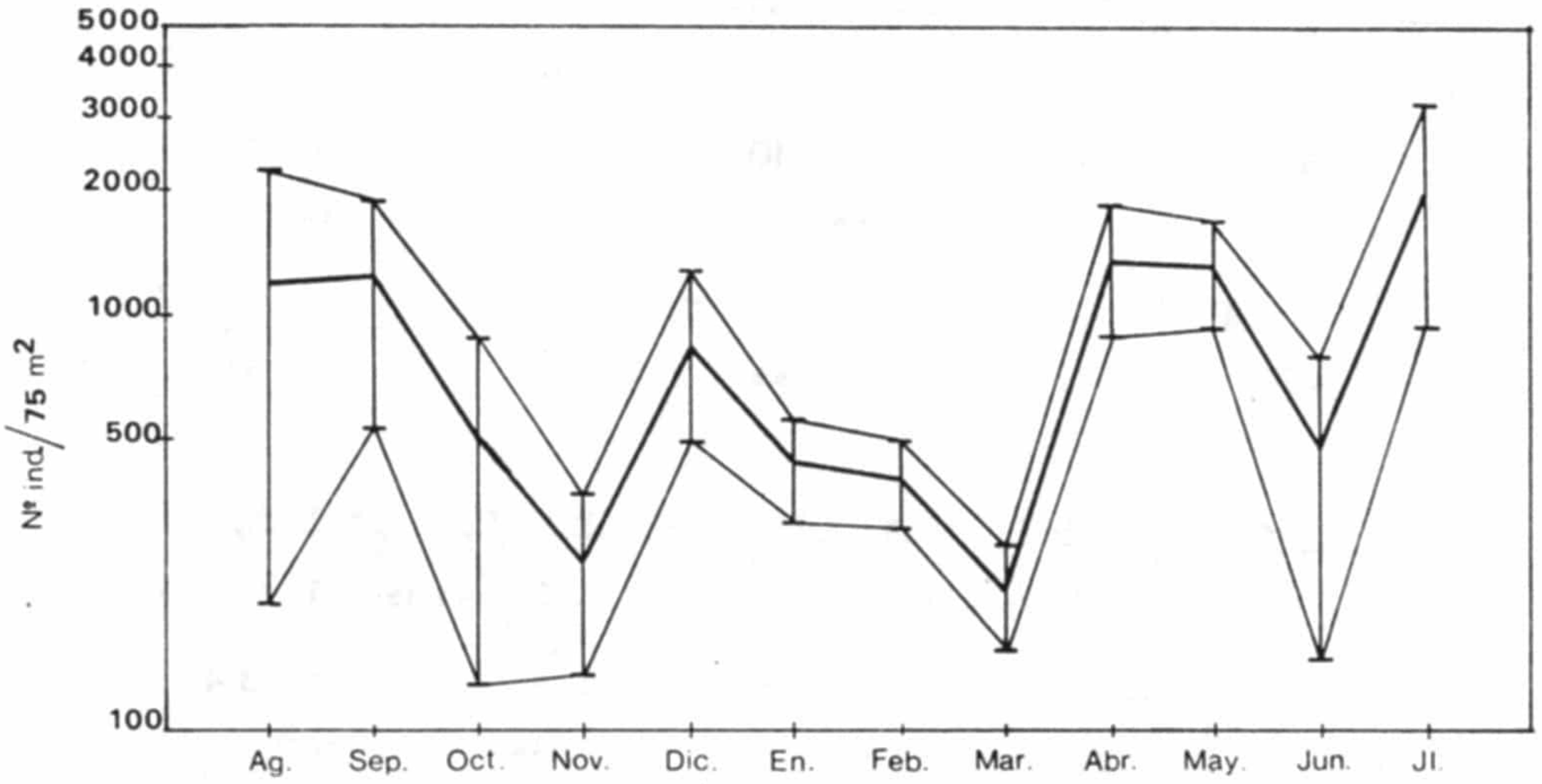

Fig. 4. Estimaciones y desviación standard de los valores de densidad calculados en cada fecha, en la población de adultos de **Belostoma oxyurum** (Dufour).

Aparentemente y según las estimaciones realizadas durante los meses en que los adultos representan a la clase de edad dominante, la población estable de este estado es de unos 16 individuos/m^2.

Un minucioso análisis de las secuencias de triple captura, en el período agosto 1977 — julio 1978, puede surgir de la observación de la fig. 5.

DISCUSION

La dominancia y constancia de *B. oxyurum* en la laguna Los Talas contrasta con el hallazgo esporádico de las otras especies congenéricas, como así también de *L. annulipes*. Este hecho requiere algunas consideraciones acerca del rol que desempeña el vuelo como medio activo de dispersión en adultos de Belostomatidae.

La aptitud para el vuelo constituye sin duda una alternativa favorable para aquellas especies que ocupan ambientes inestables, en especial de carácter temporario, dado que este medio de dispersión posibilita ampliamente la invasión de nuevos hábitats, a la vez que les permite incrementar su área de dispersión geográfica.

Las características señaladas, si bien favorecen a los habitantes de limnótopos perecederos, no pueden considerarse como ventajosas para la colonización de cuerpos de agua permanentes. Smith (1975), refiriéndose a

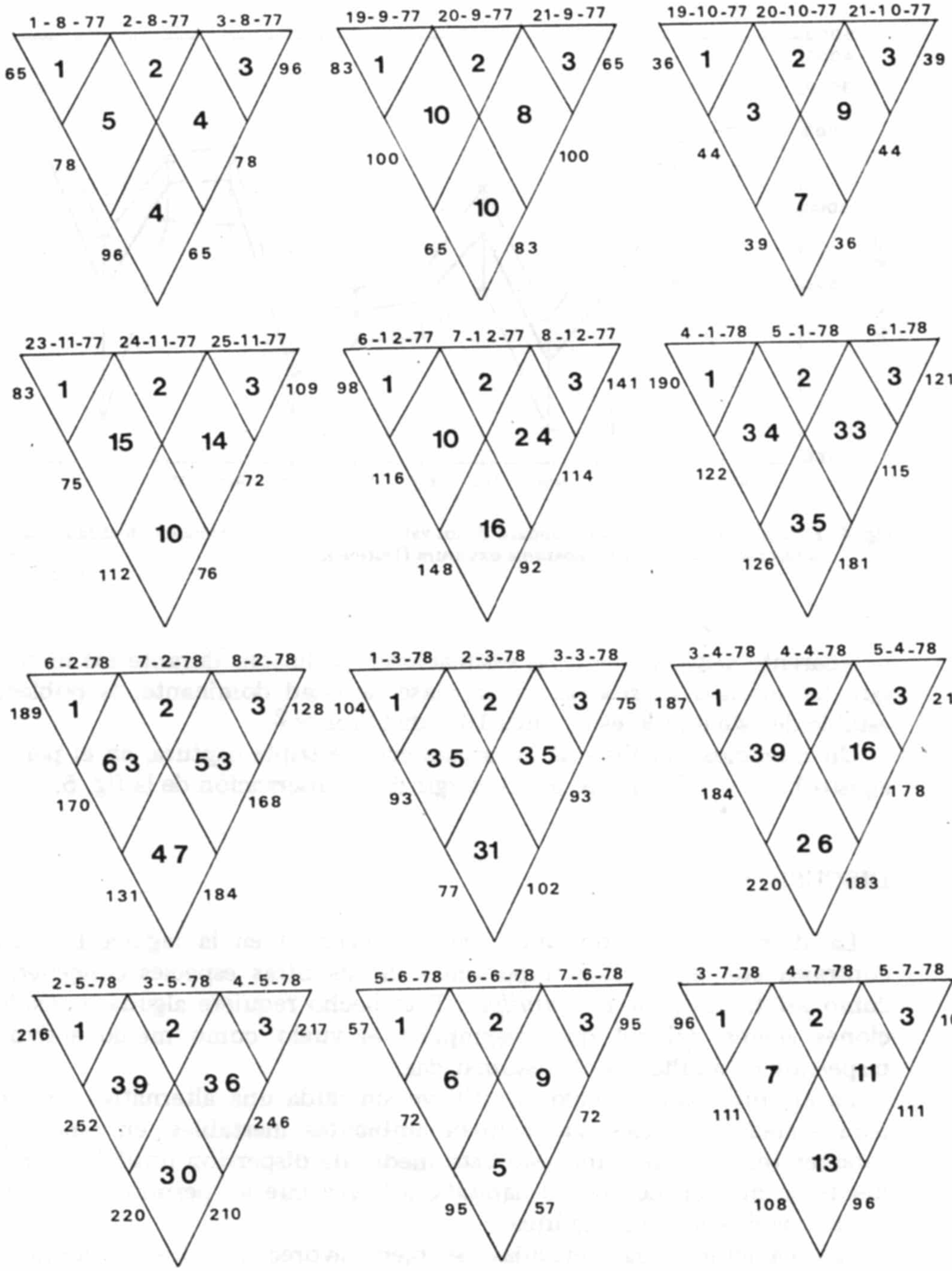

Fig. 5. Secuencias de triple captura en diagrama de Trellis.

Abedus herberti Hidalgo, de Arizona Central, Estados Unidos, considera que la permanencia y dominancia de esta especie en ambientes lóticos permanentes de la región se debe a su manifiesta ineptitud para el vuelo, contrariamente con lo que en general ocurre con *Belostoma* y *Lethocerus,* señalando asimismo que el vuelo implicaría riesgos sustanciales con una escasa probabilidad de adaptación. Según este autor, la selección natural puede haber favorecido a los individuos no voladores de *A. herberti,* dado que el reótopo permanente es el más estable de los ambientes acuáticos (Hynes, 1970).

B. oxyurum podría constituir, por su escasa tendencia al vuelo, una de las excepciones entre las especies de *Belostoma,* así como *A. signoreti* Mayr lo es entre las especies de *Abedús,* precisamente por su aptitud para el vuelo (Menke & Truxal, 1966).

De Carlo (1938), se refiere a la tendencia al vuelo nocturno en belostomátidos, que se observa en situaciones de baja presión atmosférica. Bajo estas condiciones fueron expuestos en laboratorio varios especímenes de *B. oxyurum, B. micantulum* y *B. elegans.* Mientras que gran parte de los ejemplares de estas dos últimas especies abandonaron volando sus receptáculos de cría, *B. oxyurum* no manifestó esta tendencia, no sólo ante la ocurrencia de descensos barométricos, sino aún ante la falta de agua, lo que en última instancia llevó a la muerte de éstos por desecación.

La supuesta ineptitud voladora de *B. oxyurum* perdería consistencia al ser común su hallazgo en limnótopos temporarios. No obstante, en estos ambientes su dominancia es menos ostensible con respecto de otras especies del mismo género, si tomamos como referencia su abundancia relativa en cuerpos de agua permanentes.

Con referencia al ciclo anual de esta población, la extensión temporal es progresivamente superior, desde el primero al quinto estadio ninfal (fig. 3). Este incremento es pequeño durante el transcurso de los tres primeros estadios que se extienden, respectivamente y en términos de porcentaje del año calendario, en 51.8, 53,7 y 55.8 o/o. La duración de ocurrencia de ninfas del cuarto estadio es significativamente superior, ocupando un 72.3 o/o del año. Aún más notable es el incremento del quinto estadio, que junto con los adultos está representado en todo el ciclo poblacional.

La presencia de ninfas del quinto estadio en todos los meses del invierno puede deberse a las temperaturas bajas, que en esta estación serían insuficientes como factor acelerante del desarrollo. Esta permanencia prolongada del último estadio ninfal beneficiaría a la población, con el aporte de una reserva de contribuyentes para producir descendencia, al emerger éstos hacia el estado adulto, a fines del invierno o comienzos de la primavera.

La influencia de la temperatura condiciona asimismo la extensión del período de incubación. Durante los meses estivales, la eclosión ocurre unos 15 días después de la oviposición. Sin embargo, la oviposición comienza, considerando la extensión total del ciclo anual, a mediados de julio, detectándose las primeras eclosiones en la tercera semana de setiembre vale decir, unos 60 días después (aunque el registro de eclosiones del 23 de

agosto, observadas en laboratorio, acortaría este período a 40 días). Esto implica que los apareamientos comenzarían entre 40 y 60 días antes de la emergencia de las primeras ninfas en el campo. En consecuencia, la actividad sexual inicial proveería de una reserva abundante de individuos, que aparecen masivamente en su fase más juvenil, en el último tercio del mes de setiembre.

Tanto la incubación prolongada de las primeras posturas, como la extensión del último estadio ninfal, aseguran la presencia abundante de ninfas del primer estadio y de adultos, en épocas del año alternativamente propicias para sendas etapas del desarrollo: las primeras en la primavera, estación en la que disponen de suficiente alimento; los últimos, desde el invierno hasta la primavera, período en el que contribuyen reproductivamente para la generación siguiente.

La presencia simultánea de machos incubantes y de ninfas del último estadio, en épocas previas a la estación favorable para la expansión de las poblaciones, constituye un potencial de reserva para que la especie asegure prioridades en el ambiente. En estas circunstancias, en que las otras especies congenéricas "voladoras" recién comienzan su dispersión para colonizar nuevos hábitats, al incorporarse a un limnótopo permanente, se encuentran con sus competidores "no voladores" (*B. oxyurum*) en una avanzada fase expansiva.

Por otra parte, si comparamos los registros de oviposiciones de *B. oxyurum,* con respecto a aquellos correspondientes a las otras especies de este género, detectadas en el mismo ambiente, vemos que en estas últimas el tiempo de dispersión y encuentro de los sexos hace que la oviposición recién se produzca cuando *B. oxyurum* está ya representada por estadios adelantados de su desarrollo ninfal, situación ésta que coloca a las otras especies en evidente desventaja competitiva, no solo por la interferencia de la especie establecida, sino también por el acaparamiento de los recursos por parte de esta última.

Estos hechos implican dos estrategias equilibradas. Por un lado, *B. oxyurum* presenta la desventaja de no ser exitosa en cualquier ambiente, dado que requiere para su supervivencia específica un hábitat permanente, al mismo tiempo que su escasa aptitud para el vuelo determina que su área geográfica de dispersión sea reducida (Schnack, 1976). Por el contrario, las características expuestas en párrafos anteriores le confiere ventajas adaptativas en los hábitats que les es posible colonizar. En el caso de las restantes especies, su manifiesta actividad voladora hace que su área de dispersión sea mayor, aunque éstas se encuentran en desventaja al ingresar a biotopos estables, y encontrar en éstos su nicho potencial parcialmente ocupado.

La extensión temporal de cada estadio ninfal y del estado adulto puede en parte atribuirse a factores independientes de la densidad. Las ninfas más pequeñas se encuentran muy expuestas al ataque por parte de los predatores convivientes, tales como náyades de Odonata, larvas de Hydrophilidae y Dytiscidae, ninfas y adultos de Naucoridae y otros Cryptocerata.

La duración más breve de los tres primeros estadios favorece a la población, al reducirse la exposición de ésta en sus fases más vulnerables. Las ninfas de los últimos estadios y el estado adulto, se encuentran mucho menos expuestos a estos riesgos, al tener pocos enemigos naturales que puedan vulnerarlos.

Se ha observado asimismo, en épocas de oviposición activa, muchas menos ninfas del primer estadio que las que eran expectables en tales condiciones. La figura 3 ofrece un rasgo aparentemente ilógico, esto es, que la extensión del período de oviposición supera a la que corresponde a las ninfas del primer estadio. La explicación de este hecho inesperado, puede apoyarse en la baja probabilidad de supervivencia de las ninfas de este estadio o en el fracaso de las oviposiciones que tienen lugar más allá de los meses de marzo o abril, al no encontrar los óvulos fertilizados condiciones térmicas superiores al límite requerido para la eclosión. Podemos suponer, no obstante, que la ocurrencia fortuita de temperaturas elevadas en la época mencionada provocaría la eclosión que, junto con el rápido desarrollo de los estadios vulnerables, permitiría aumentar la disponibilidad de individuos, cuya clase de edad los faculte por su aptitud para superar la etapa invernal.

Las causales descriptas actuarían complementariamente con la mortalidad que resulta de los factores dependientes de la densidad, dada por las eclosiones masivas, que ocurren en elevado porcentaje en relación con el número de óvulos fertilizados.

La extensión temporal diferencial de cada estadio, observada a nivel poblacional, ha sido también comprobada en condiciones de laboratorio (Schnack, 1971).

Las característicaas ya discutidas del ciclo anual ubican a la población de *B. oxyurum,* como estratega de gran aptitud para la competencia biológica, vale decir, "estratega de la K", según el criterio de Mac Arthur & Wilson (1967). Esta inferencia se apoya en la prolongación del período de incubación y en la longevidad creciente señalada, como así también en otros hechos, como son: el rol reverso del macho en el cuidado de los huevos y la ocurrencia, comprobada en campo y laboratorio de cópulas reiteradas tanto en los machos como en las hembras(poliginia y poliandria).

En lo que concierne a los ensayos de captura—marcado—liberación—recaptura, consideramos que la técnica de marcado empleada es adecuada, al no alterar el comportamiento ni la longevidad de los individuos. El haber marcado en la zona media del pronoto a los machos con desove, ha permitido identificar a éstos en reiteradas ocasiones, habiéndose comprobado en algunas de ellas, la eclosión normal de las ninfas y la presencia ulterior de nuevas posturas, con lo que el comportamiento sexual ha mantenido aparentemente sus patrones normales.

Creemos que las diferencias observadas en las estimaciones de densidad obedecen a una subestimación en los resultados más que a variaciones reales en el número de individuos. Valores relativamente bajos fueron calculados en especial cuando *S. intermedia* conformaba una densa carpeta que

impedía la detección de un mayor número de individuos o retrasaba su hallazgo. Por ejemplo, las estimaciones de los meses de agosto y setiembre de 1977 y de abril y mayo de 1978, en los que la hidrofitia ofrecía rasgos similares, con *Pontederia* sp. conformando densas matas en el ámbito de las capturas, siendo *S. intermedia* más laxa, fueron las siguientes: 1217, 1250, 1365 y 1324. Estas cifras podrían representar la densidad normal de los adultos, en dos etapas relativamente estables; la primera de ellas (abril—mayo) que representa a la población de adultos que resultan del período post-reproductivo, la segunda (agosto—setiembre), que corresponde a los adultos del período inicial reproductivo, previo a la eclosión de las ninfas del primer estadio.

BIBLIOGRAFIA

BAILEY, N. T. J. 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika 38:* 293–306.

DE CARLO, J. A. 1938. Los belostómidos americanos. *An. Mus. Argent. Cien. Nat.* (Entom. 155): 189–260.

HYNES, H. B. N. 1970. The ecology of running water. *University of Toronto Press,* 555 pp.

MAC ARTHUR, A. S. & E. O. WILSON, 1967. Theory of island biogeography. *Princeton University Press,* 203 pp.

MENKE, A. S. & F. S. TRUXAL. 1966. New distribution data for **Martarega, Buenoa** and **Abedus** including the first record of the genus **Martarega** in the U.S. (Hemiptera: Notonectidae: Belostomatidae). *Los Angeles County Museum, Contrib. in Sci.* 106: 1–6.

SCHNACK, J. A. 1971. Las ninfas del género **Belostoma** Latreille. I) **Belostoma oxyurum** (Dufour) y **B. bifoveolatum** Spinola. *Rev. Soc. Ent. Arg. 33* (1–4): 77–85.

– 1976. Fauna de agua dulce de la República Argentina. Insecta. Hemiptera, Belostomatidae. *FECIC* 35 (1): 3–68.

SMITH, R. L. 1975. Bionomics and behavior of **Abedus herberti** with comparative observations on **Belostoma flumineum** and **Lethocerus medius** (Hemiptera: Belostomatidae). Ph. D. thesis, *Arizona State University,* 171 pp.